ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

PROTHALLIUMS

VON

GYMNOGRAMME LEPTOPHYLLA

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

MATHEMATHISCHEN UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FACULTÄT DER KAISER WILHELMS-UNIVERSITÄT STRASSBURG

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VORGELEGT VON

KARL GOEBEL

AUS REUTLINGEN.

ACAD. LUGD. BAT.

(Separatabdruck aus der Botanischen Zeitung 1877. No. 42—44.)

Die Entwickelungsgeschichte der Farnprothallien ist in neuerer Zeit Gegenstand mehrfacher Untersuchungen gewesen. Es sind vor Allem die Arbeiten Kny's, denen wir eine nähere Kenntniss der Prothallienentwickelung einer grösseren Anzahl von Farnen, die den Familien der *Polypodiaceen, Osmundaceen* und *Parkeriaceen* angehören, verdanken (Kny, Monatsberichte der Akademie d. W. in Berlin 1869; Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII; Nova acta Leop.-Carol. Akad. Bd. XXXVII Nr. 4). Am längsten und genauesten bekannt sind die betreffenden Verhältnisse bei den *Polypodiaceen*prothallien, und man kann dieselben als typisch betrachten für die der anderen Familien, die in der That auch, nach dem bisher Bekannten, keine weitgehenden Abweichungen von dem *Polypodiaceen*typus zeigen. Der letztere kommt auf sehr einfache Weise zu Stande. Bei der Keimung tritt das Endospor aus dem gesprengten Exospor heraus, und entwickelt sich zunächst zu einer einfachen Zellreihe, die unter Quertheilungen der Endzelle und der ihr benachbarten Gliederzellen wächst. Ein zweites Stadium ist das, dass sich die Endzelle und die bezeichneten Gliederzellen durch Längswände theilen. Nach Kny wird nun entweder eine der beiden Tochterzellen der Endzelle sofort zur Scheitelzelle, oder constituirt sich eine solche erst nach einigen regellosen Theilungen. Das Scheitelzellwachsthum ist aber ein begrenztes, und geht bald in das gewöhnliche Randzellenwachsthum über. Hat das junge Prothallium durch dasselbe die Form einer spatel- oder zungenförmigen Zellfläche erreicht, so tritt es in sein drittes Stadium, es nimmt die bekannte tief ausgebuchtete Gestalt an, indem zu beiden Seiten des Scheitels die Randzellen ein intensiveres Wachsthum zeigen, als die der Mitte, wodurch der Scheitel schliesslich in die Einbuchtung zwischen zwei Prothalliumslappen zu liegen kommt. Hinter dieser Einbuchtungsstelle wird das Prothallium mehrschichtig, es bildet sich ein Zellpolster, auf dem die Archegonien entstehen. Ein solches Zellpolster geht den Prothallien der *Hymenophyllen* ab (Mettenius, Abh. der sächs. Ges. der Wiss. 1865; Janczewski et Rostafiński, Note sur le prothalle de l Hymenophyllum tunbridgense, Bot. Ztg. 1875. p. 389). Die Archegonien stehen hier am Rande des einschichtigen Prothalliums, dessen Zellen sich auch durch ihre dichten, getüpfelten Membranen auszeichnen. Die Gestalt der Wurzelhaare dagegen und ihre ausschliesslich auf den Rand des Prothalliums beschränkte Insertion kann keinen wesentlichen Unterschied von den *Polypodiaceen* bilden, da bei diesen Aehnliches vorkommt. So werden z. B. am jungen Prothallium anfangs nur an dem Rande Wurzeln gebildet, erst später auch auf der Fläche. Durch die Gestalt ihrer Antheridien aber schliessen sich die Prothallien der *Hymenophylleen* an die der *Osmundaceen* an, mit denen jene auch den Chlorophyllgehalt des Endospors gemein haben. Die *Osmundaceen* zeigen jene einfache Zellreihe, mit der das *Polypodiaceen*prothallium beginnt, nicht, es wird bei ihnen sofort nach der Keimung eine Zellfläche angelegt, deren Wachsthum ganz dem des *Polypodiaceen*prothalliums entspricht. Das erwachsene Prothallium hat auch hier die bekannte Herzform, aber auf seiner Unterseite findet sich statt eines Zellpolsters eine Mittelrippe, zu deren beiden Seiten die Archegonien in Längsreihen stehen. Auf andere Eigenthümlichkeiten wird unten zurückzukommen sein.

Von den *Marattiaceen* hat Lürssen die Prothallienentwickelung von *Marattia cicutaefolia* und *Angiopteris evecta* verfolgt (Lürssen in Sitzungsberichten der naturf. Ges. in Leipzig 1875. Nr. 5). Die Keimungserschei-

nungen sind hier besonders deshalb bemerkenswerth, weil sie zeigen, dass in derselben Familie, ja in derselben Species die Keimung auf verschiedenem Wege erfolgen kann. Das Endospor enthält auch hier Chlorophyll, bei den radiären Sporen wird der Vorkeim zuweilen früh zur Zellkugel, in anderen Fällen wird zunächst eine Zellfläche angelegt, wie bei den *Osmundaceen*. In selteneren Fällen findet sich bei *Angiopteris* auch eine Zellreihe, also wie bei den *Polypodiaceen*, und Regel ist dies bei den bilateral gebauten Sporen der *Marattia cicutaefolia*, von denen Lürssen ausdrücklich angibt, dass das Endospor sich stark schlauchförmig verlängere, und seine ersten Theilungen nach Art der *Polypodiaceen*vorkeime erfahre (Lürssen a. a. O. p. 47). Auch bei den ursprünglich als Zellenkörper angelegten Vorkeimen wird später die vordere Fläche, die sich herzförmig oder unregelmässig lappt, zu einer einschichtigen Zellfläche mit Marginalwachsthum, also erhalten selbst die auf abweichende Weise angelegten Prothallien schliesslich eine den *Polypodiaceen*prothallien ähnliche Gestalt, wobei übrigens zu bemerken ist, dass Archegonien entwickelnde Prothallien von *Marattiaceen* bisher noch nicht beschrieben wurden.

Die Schizaeacee *Aneimia* weicht nach Burck's vorläufiger Mittheilung über die Prothallienentwickelung derselben*) in einigen Punkten von dem gewöhnlichen Typus ab. Es wird hier die eigentliche Zellfläche nicht am Ende des jungen zungenförmigen Prothalliums angelegt, sondern seitlich an demselben tritt ein Zweig auf, der sich zur eigentlichen Zellfläche entwickelt. Das archegonientragende Zellpolster findet sich aber nicht auf dieser, sondern auf einer Auszweigung, die Burck den »normalen Seitenspross« nennt. Diese Auszweigung entsteht unter den Randzellen, welche zu der eigentlichen Zellfläche auswachsen, aus Einer Randzelle des ursprünglichen (primären) zungenförmigen Prothalliums. Erst auf diesem »normalen Seitenspross« wird das archegonientragende Zellpolster entwickelt. Es stehen diese Angaben übrigens im Widerspruch mit denen Bauke's, der in seiner Entwickelungsgeschichte des Prothalliums der *Cyatheaceen* p. 54 u. 108 für *Aneimia* einen Entwickelungsgang annimmt, welcher mit dem von Kny für die Parkeriacee *Ceratopteris* geschilderten viele Aehnlichkeit hat. Beide Formen haben nämlich nach den genannten Forschern das gemeinsam, dass seitlich vom Vorderrande des jungen zungenförmigen Prothalliums eine Einbuchtung auftritt, die sich vertieft, indem sich die benachbarten Partieen des Randes über dieselbe hervorwölben. Der in dieser Einbuchtung gelegene Vegetationspunkt wird durch das Wachsthum des grundständigen Lappens schliesslich gegen oben emporgerückt, so dass jetzt die betreffenden Prothallien ganz denen der *Polypodiaceen* gleichen. *Ceratopteris* bildet ausserdem als erstes Keimungsstadium nicht eine einfache Zellreihe, der Vorkeim wird alsbald mehrreihig. Von den noch nicht genannten Familien, den *Gleicheniaceen* und *Cyatheaceen* sind nur die letzteren in Bezug auf ihre Prothallienentwickelung untersucht worden. Bauke hat gezeigt, dass bei *Cyathea medullaris, Alsophila australis* und *Hemitelia spectabilis* in allen wesentlichen Punkten, in der Keimung, dem Heranwachsen zur Zellfläche, der Gestalt des fertigen Prothalliums etc. eine durchgreifende Uebereinstimmung mit den *Polypodiaceen* stattfindet. Ueberblickt man die eben kurz zusammengefassten Verhältnisse in den verschiedenen Familien, so lässt sich nicht verkennen, dass die Entwickelung der Prothallien, so weit sie bis jetzt verfolgt ist, eine sehr gleichförmige ist. Dass der Umstand, ob aus der Spore zunächst eine einfache Zellreihe hervorgeht, oder sofort eine Zellfläche, nicht von Bedeutung ist, das zeigt, wie erwähnt, das Vorkommen beider Verhältnisse bei einer und derselben Species bei den *Marattiaceen*. Am isolirtesten stehen noch immer die *Hymenophylleen*prothallien. Dass aber auch für sie sich Anknüpfungspunkte werden finden lassen, die gestatten, sie mit den übrigen in nähere Beziehungen zu setzen, ist höchst wahrscheinlich. Ueberdies wäre es eine Uebereilung zu glauben, dass die Prothallienentwickelung bei allen Formen einer Familie die gleiche sei. Dass dies in der That nicht der Fall ist, das zeigt eine Form aus eben der Familie, deren Prothallienentwickelung man gewöhnlich als die typische betrachtet: die Polypodiacee *Gymnogramme leptophylla Desv.* Es möge von derselben beschrieben werden der Bau der Sporen, das Wachsthum des Vorkeims, die Vertheilung der Geschlechtsorgane und die Bildung der adventiven Sprossungen.

*) Bot. Ztg. 1875. p. 499.

I. Bau der Sporen.

Die Sporen von *Gymnogramme leptophylla* haben, wie die vieler Farne, die Gestalt eines Tetraëders mit abgestumpften Kanten und gewölbter Grundfläche. Sie besitzen ein dunkelbraunes Exospor, dessen charakteristische Zeichnung für die Erkennung der *Gymnogramme*vorkeime wichtig ist, zumal das Exospor sehr lange an dem Prothallium sitzen bleibt. Auf einer Scheitelansicht der Spore (Fig. 1) erkennt man, dass auf den Kanten drei in der Spitze zusammentreffende hellere Linien verlaufen, es sind dies die Trennungslinien, längs welcher das Exospor späterhin gesprengt wird. Zu beiden Seiten jeder dieser Linien ist das Exospor schwach leistenartig verdickt. Die Linien und die sie begleitenden Leisten gehen aber nicht ganz bis zu der gewölbten Grundfläche der Spore hinunter. Die Seitenflächen der Spore zeigen eine Zeichnung durch Streifen, deren oberster, den Seitenkanten annähernd parallel verlaufend, einen stumpfen Winkel darstellt, während die unteren — zuweilen ist es auch nur einer — flache Bogenstücke darstellen. Unterhalb derselben verläuft ein Streifen um die ganze Spore herum, indem die untersten Streifen jeder der Seiten auf den Kanten in einander übergehen. Hier sind sie am schmalsten, in der Mitte der Seiten am breitesten. Es sind diese Streifen Stellen, wo das Exospor unverdickt und farblos geblieben ist, sie müssen also als Tüpfel bezeichnet werden, und es ist anzunehmen, dass vorzugsweise durch sie die Wasseraufnahme der Spore geschieht.

Ganz anders ist die gewölbte Unterseite gezeichnet. Hier sind Tüpfel in Form feiner, verschlungener Canälchen ausgebildet, die, mit einander anastomosirend, der Unterseite ein arabeskenartiges Aussehen geben. Milde beschreibt nach dem Obigen nur die Unterseite, wenn er sagt (Sporenpflanzen p. 9), die Sporen seien äusserst fein gefeldert.

II. Wachsthum des Vorkeims.

Die Sporen keimen unter günstigen Umständen schon 3—4 Tage nach der Aussaat. Die ersten Keimungsstadien verlaufen ganz wie bei anderen *Polypodiaceen*. Aus dem gesprengten Scheitel des Exospors tritt das Endospor heraus, und verlängert sich bald zu einem Schlauche. Seitwärts, zwischen zwei Klappen des Exospors, zeigt sich das erste Wurzelhaar. Keimschlauch wie Wurzelhaar werden von dem im Exospor verbliebenen Theile durch Wände getrennt. Das nächste Wurzelhaar tritt immer aus einem zweiten Spalte des Exospors hervor, häufig sodann eines aus dem dritten. Die ersten Wurzeln zeigen eine Neigung zur Verzweigung. Ziemlich entfernt von ihrer Spitze bildet sich eine Aussackung, die zu einem kurzen Schlauche auswächst, der sich von dem primären nicht durch eine Wand abgrenzt.

Der Keimschlauch besitzt eine dünne Membran und hyalines Plasma, das sich mit dem Chlorophyll an der Spitze desselben anhäuft, da hier das Wachsthum vorzugsweise stattfindet. Der untere, der Spore angrenzende Theil verliert das Chlorophyll, und enthält in seinem dünnen Plasma nur noch einige dem Sporeninhalt entstammende Fettkörner. Der Keimschlauch kann auch hier, ohne sich durch Querwände abzutheilen, zu beträchtlicher Länge heranwachsen, und zeigt dann meist eine gewundene Form. Es ist dies Verhältniss, das Bauke auch für die *Cyatheaceen* angibt (a. a. O. p. 60), eine Folge davon, dass die Sporen bei künstlicher Aussaat meist in den Sporangien keimen, und so, in Raum und Licht beschränkt, sich nicht ungehemmt entwickeln können. Diejenigen dagegen, bei welchen letzteres der Fall ist, zeigen gerade Keimschläuche, die sich nahe an ihrem Ende bald durch eine Querwand theilen. Solche Keimlinge, nur wenige in einem Sporangium, eilen den anderen in ihrer Entwickelung weit voraus, und haben schon Zellflächen angelegt, während jene noch einfache Zellreihen sind. An letzteren, zuweilen auch schon an den noch ungetheilten Keimschläuchen treten manchmal Verzweigungen auf, indem unterhalb der Spitze eine Ausbauchung sich bildet, die durch eine Wand vom Keimfaden abgetrennt wird und zu einer Zellreihe auswächst. Es ist dies indess der seltenere Fall (Petersen wies ihn auch für *Aspidium filix mas* nach), gewöhnlich bleibt die einfache Zellreihe unverzweigt, und entwickelt sich zunächst zu einer zweireihigen Zellfläche. Dies geschieht, indem die Endzelle der aus 4—8 Zellen bestehenden Zellreihe sich durch eine Längswand theilt, und dieser Vorgang sich in der angrenzenden Gliederzelle wiederholt. Endzelle wie Gliederzelle zeigen vor ihrer Theilung ein merkliches Breitenwachsthum. Nur in seltenen Ausnahmefällen zeigt eine weiter hinter der Endzelle liegende Gliederzelle vor dieser Breitenwachsthum und Längstheilung.

Im einfachsten Falle geht das weitere Wachsthum so vor sich, dass die beiden jetzt den Scheitel einnehmenden Zellen sich wiederholt durch Querwände theilen, in geringerem Maasse geschieht dies bei den benachbarten Gliederzellen, während die weiter hinten gelegenen sich strecken und zu Dauerzellen werden. In anderen Fällen aber sind die Trennungswände der Zellen nicht so einfach senkrecht zu einander orientirt. Es möge hervorgehoben werden, dass bei den einfachen Zelltheilungsverhältnissen der Prothallien mit äusserster Schärfe der Satz hervortritt, dass die Richtung der neu entstehenden Scheidewände senkrecht steht auf der Richtung des intensivsten vorhergegangenen Wachsthums der sich theilenden Zelle (vergl. Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle p. 127 ff.). So ist es bei dem durch einfache Quer- und Längstheilungen erfolgenden Randzellenwachsthum der erwachsenen Prothallien, so auch in ihrem Jugendzustand, und daraus erklären sich im vorliegenden Falle alle scheinbaren Abweichungen von dem Marginalzellenwachsthum.

Ist nämlich die Wachsthumsrichtung des Keimfadens dargestellt durch eine gerade Linie, so sehen wir die Querwände alle senkrecht zu derselben orientirt. Tritt dagegen eine von der Geraden divergirende Wachsthumsrichtung auf, so manifestirt sich diese, ausser dem Umbiegen des Fadenendes durch schräge Quer- und Längswände in den Zellen desselben. Diese schräge Orientirung aber kommt eben daher, dass die Wände auch hier wieder senkrecht stehen zur Richtung des intensivsten vorhergegangenen Wachsthums. Ein solcher, sehr einfacher Fall ist z. B. in Fig. 4 dargestellt. In der unter der Endzelle liegenden Gliederzelle ist auf der einen Seite ein stärkeres Längenwachsthum aufgetreten, als auf der anderen. Dem entsprechend ist die rechte Aussenwand der Gliederzelle beträchtlich grösser, als die linke. Senkrecht auf dieser Wachsthumsrichtung ist eine Querwand aufgetreten, welche die linke Aussenwand nicht mehr trifft, und so nur ein dreiseitiges Stück aus der Zelle herausschneidet. Aehnlich ist es in der Endzelle, die sich schon durch eine Längswand getheilt hatte, nachdem sie, wie ersichtlich, in die Breite gewachsen war. Auch hier überwiegt die durch den Pfeil bezeichnete Längenwachsthumsrichtung auf der rechten Seite, demgemäss tritt auch hier zuerst eine Querwand auf, die wiederum senkrecht steht zur Richtung des vorhergegangenen Wachsthums. Die nun den Scheitel einnehmende dreiseitige Zelle ist aber keineswegs eine Scheitelzelle. Eine solche findet sich bei den in Rede stehenden Prothallien überhaupt nicht. Wohl aber finden sich häufig genug dreiseitige Zellen, welche den Scheitel einnehmen, denen jedoch das charakteristische Merkmal der Scheitelzellen, die Segmentbildung, abgeht. Von Anfang an ist das Wachsthum dieser Prothallien ein Marginalzellenwachsthum, denn immer sind es mehrere Zellen, die vorzugsweise das Wachsthum vermitteln, bei der zweireihigen Zellfläche also die beiden Endzellen, bei der mehrreihigen die an dem Scheitel gelegenen Randzellen, ohne dass deshalb die an den Seiten gelegenen ganz aufhörten sich zu theilen.

Dadurch, dass in beiden, oder in einer der beiden oberen Endzellen der zweireihigen Zellfläche, und darauf in den benachbarten Gliederzellen Längswände auftreten, wird dieselbe mehrreihig. Auch hier lässt sich nachweisen, dass die Längswände zuerst da auftreten, wo zuerst ein Breitenwachsthum stattgefunden hat, wie z. B. Fig. 5 zeigt, wo die eine der beiden oberen Endzellen sich bereits durch eine Längswand getheilt hat, und zugleich beinahe um das Doppelte die andere Endzelle an Breite übertrifft. In Fig. 6 ist scheinbar eine Scheitelzelle mit Segmentbildung vorhanden. Es rührt dies von der Umbiegung der Zellfläche an ihrer Spitze her. In der That braucht man sich das obere Ende derselben nur in der Richtung des Pfeiles gedreht, und so den ganzen Vorkeim gerade gestreckt zu denken, um zu erkennen, dass auch hier die beiden Endzellen es sind, die sich eben durch Querwände II und III getheilt haben. Diese beiden Querwände setzen sich an einander an und stehen beide senkrecht auf der Wachsthumsrichtung, welche die Umbiegung des Endes hervorgerufen hat. Die ursprünglichen, jetzt etwas verschobenen Grenzen der Endzellen sind mit dickeren Linien bezeichnet. Die Zellcomplexe *a* und *b* sind das Product je einer Endzelle. *a* ist entstanden, indem sich die Endzelle theilte durch eine Längswand I, und die obere der dadurch entstandenen Tochterzellen zuerst durch die Querwand II, dann durch III. Auch die innere der durch die Querwand II gebildeten secundären Tochterzellen hat sich durch eine Querwand III^a getheilt, auch diese steht senkrecht auf der Wachsthumsrichtung. *b* entstand aus

einer Endzelle, die noch keine Längstheilung erfahren hatte. Diese theilte sich durch die Querwand I, die obere der dadurch entstandenen Tochterzellen durch die Querwand III, die untere durch III^a. Alle diese Querwände stehen senkrecht zur Wachsthumsrichtung. Wäre in Fig. 5 die Zelle *a* durch eine Querwand getheilt, wie dies bei dem weiteren Wachsthum ohne Zweifel eingetreten wäre, und dann das Ende der Zellfläche in gleicher Richtung gekrümmt wie das von Fig. 6, so erhielte man ein ganz ähnliches Bild wie das der letzteren. Dass aber in Fig. 5 keine Scheitelzellsegmentation stattfindet, ist sofort klar. Ebenso ist es in Fig. 7, wo die Verzerrung durch einseitiges Wachsthum der rechten Seite stattgefunden hat, weshalb auch sämmtliche Querwände des oberen Theiles gegen rechts steil aufgerichtet sind. Die Grenzwand der ursprünglichen Endzellen ist hier noch deutlich erkennbar und in der Figur angedeutet. Auch hier sind die beiden an der Spitze befindlichen dreieckigen Zellen einfache Randzellen, deren Gestalt bedingt ist durch die Richtung der Theilungswände. Derartige Beispiele liessen sich aufs Manigfaltigste häufen. Es zeigt eine Vergleichung einer grösseren Reihe von Fällen mit vollkommener Sicherheit, dass die in Rede stehenden Prothallien zu keiner Periode ihrer Existenz jenes vorübergehende Scheitelzellenwachsthum besitzen, das Kny von anderen *Polypodiaceen* angibt (Kny, Nova Acta XXXV. p. 19). *Aspidium filix mas* hat nach Pedersen (a. a. O. p. 38) entweder ein vorübergehendes Scheitelzellwachsthum, oder von Anfang an Marginalzellenwachsthum. Es ist wohl anzunehmen, dass im letzteren Falle die Stellung der Theilungswände nicht, wie Pedersen angibt, eine regellose ist, sondern sich wie bei *Gymnogramme* auf ein allgemeines Princip zurückführen lässt. Aeltere Zustände der Prothallien zeigen weit seltener Verschiebungen wie die oben beschriebenen, dieselben gewähren meist das regelmässige Bild von Fig. 8. Nicht selten aber theilen sich die äusseren Randzellen statt durch eine auf der Aussenseite senkrechte Wand durch eine dieser schief aufgesetzte, die, statt die betreffende Zelle annähernd zu halbiren, ein dreieckiges Stück aus derselben herausschneidet. Ohne Zweifel wird sich ein Marginalzellenwachsthum, wie das oben beschriebene noch bei einer grösseren Anzahl von Formen nachweisen lassen. So zeigt z. B. eine Betrachtung der Figuren 9–14, die Kny a. a. O. Taf. I von jungen *Osmunda*prothallien gibt, dass durchaus kein zwingender Grund vorliegt, hier ein Scheitelzellwachsthum zu supponiren. Der junge Vorkeim besteht aus vier nach Art von Kreisquadranten geordneten Zellen (Kny a. a. O. p. 5). Von diesen ist nach der Auffassung Kny's eine der oberen die Scheitelzelle des Vorkeims. Die Theilungen in diesen Quadrantenzellen finden aber in sehr regelmässiger Weise statt, durch einander senkrecht aufgesetzte Längs- und Querwände, also ganz das gewöhnliche Marginalzellenwachsthum, bei dem sich die beiden oberen Quadrantenzellen lebhafter theilen, als die beiden unteren; ein Verhältniss, das bei den Prothallien ja ein ganz allgemein verbreitetes ist, denn überall theilen sich die Marginalzellen am Scheitel lebhafter als die weiter zurückgelegenen. Jedenfalls müsste man die beiden oberen Quadrantenzellen als Scheitelzellen auffassen, denn die Theilungen gehen in denselben in ganz übereinstimmender Weise vor sich, es sei denn, dass die eine ein stärkeres Wachsthum zeigt als die andere, wodurch Bilder zu Stande kommen, wie die Fig. 13 Kny's. Wie es sich bei älteren Zuständen verhält, bleibe dahingestellt. In anderen Fällen dagegen ist ein unverkennbares Scheitelzellwachsthum vorhanden, so bei *Ceratopteris*, nach Kny's Abbildungen.

Während das junge Prothallium von *Gymnogramme leptophylla* an seinem vorderen Ende wächst, werden am hinteren Ende Wurzelhaare gebildet, zuerst nur am Rande, späterhin auch auf der Fläche. Sie werden meist in der Weise angelegt, dass an der Trennungswand zweier Randzellen aus der einen durch eine jener Wand schief aufgesetzte Theilungswand ein dreiseitiges Stück herausgeschnitten wird, das sich zum Wurzelhaar verlängert. In anderen Fällen wird durch eine convexe Wand, die sich der Aussenwand einer Randzelle ansetzt, die Zelle gebildet, die zum Wurzelhaar auswächst; dasselbe entspringt also im letzteren Falle nicht da, wo zwei Zellen zusammenstossen, sondern mitten aus einer Zelle.

Hat der typische *Polypodiaceen*vorkeim die gestreckt spatelförmige Gestalt erreicht, die jungen Prothallien eigen ist, so ist das nächste Stadium bekanntlich das, dass er in die charakteristische Herzform übergeht. Bei den in Rede stehenden Prothallien ist dies nicht der Fall. In ihrer Weiterentwickelung lassen sich zwei, etwa gleich häufige Fälle unterschei-

den. Bezeichnet man die aus der Spore hervorgegangene spatelförmige Zellfläche als die primäre Axe des Prothalliums, so bildet sich im einen Falle seitlich unter dem Scheitel dieser primären Axe eine Auszweigung, im anderen Falle bildet sich eine solche auch auf der anderen Seite. Die Verzweigung des Prothalliums wird angelegt dadurch, dass eine Gruppe von Randzellen ein gesteigertes Wachsthum zeigt. Die betreffenden Randzellen strecken sich in der Richtung senkrecht auf den Rand des Prothalliums beträchtlicher als die ihnen benachbarten Randzellen. Dann theilen sie sich durch Querwände (parallel dem Rande) je in eine Aussenzelle und eine Innenzelle. Erstere zerfällt wie gewöhnlich in zwei Längshälften. Die innere Tochterzelle wird nun aber nicht zur Dauerzelle, wie dies sonst der Fall ist, sondern sie erfährt weitere Theilungen, meist durch Querwände. Von den so gebildeten Tochterzellen höherer Ordnung können die dem Rande zunächst gelegenen sodann noch weitere Theilungen erfahren, meist durch Längswände (vergl. Fig. 9, wo ein Fall abgebildet ist, in dem sich der Seitenzweig besonders weit unterhalb des Scheitels der primären Axe bildet). So wird eine halbkreisförmige Hervorragung über den Rand der primären Axe gebildet, leicht kenntlich schon an der Kleinheit ihrer Zellen und dem reichen Protoplasma- und Chlorophyllgehalt derselben. Ist auf diese Art eine seitliche Auszweigung angelegt, so wächst dieselbe beträchtlich, namentlich auch durch Theilungen der inneren Zellen. In der primären Axe dagegen findet nur das gewöhnliche Marginalzellenwachsthum statt, auf das der Seitenspross sich ebenfalls beschränkt, nachdem seine Innenzellen nach namhafter Streckung sich in Dauerzellen verwandelt haben. Seitlich an der so gebildeten Auszweigung tritt nun eine Auszweigung dritter Ordnung hervor, deren Anlegung und Ausbildung ganz auf die oben beschriebene Weise erfolgt. Immer ist es die der primären Axe abgewandte Seite der ersten Auszweigung, an welcher eine Auszweigung dritter Ordnung hervortritt. Dabei hat die Zellgruppe in der Einbuchtung zwischen primärer Axe und deren Auszweigung nicht etwa die Bedeutung eines Vegetationspunktes, vielmehr gehen gerade hier die Zellen am frühesten in den Dauerzustand über. Die Prothallien unterscheiden sich dadurch sofort, auch wenn erst eine Auszweigung angelegt ist, von gewöhnlichen *Polypodiaceen*prothallien, bei denen der Vegetationspunkt die tiefste Stelle der Einbuchtung einnimmt. Nicht immer findet nach Anlegung einer Auszweigung auch ein intensiveres Wachsthum derselben statt. Unterbleibt dies, so wird der ursprünglich spatelförmige Vorkeim zu einer seicht gelappten Zellfläche, deren einzelne, wenig hervorragende Lappen, je einer Auszweigung entsprechen. Die oben beschriebene Art der Verzweigung muss als eine schraubelige bezeichnet werden, die auf einander folgenden Auszweigungen beschreiben eine Spirale.

Ein zweiter, etwa gleich häufiger Fall, ist, wie bemerkt, der, dass auf beiden Seiten der primären Axe Sprossungen auftreten, angelegt und ausgebildet ganz in der für die erste Art angegebenen Weise. Dabei erlischt das Wachsthum am Scheitel der primären Axe, nachdem sich auf jeder Seite derselben eine Auszweigung gebildet hat. Dieses Erlöschen des Wachsthums documentirt sich oft sehr auffällig dadurch, dass an dem Scheitel der primären Axe Wurzelhaare auftreten; die Bildung von Wurzelhaaren ist aber immer der letzte Theilungsprocess der Randzellen. Das weitere Wachsthum der nach dem Obigen dichasial angelegten Seitenzweige ist nur sehr selten ebenfalls ein dichasiales. Gewöhnlich ist ihre weitere Verzweigung vielmehr eine schraubelige, sie kann, wie die Verzweigung dieser Prothallien überhaupt, eine mehr oder minder ausgiebige sein. Es kommt durch diese Auszweigungen die gelappte Form der *Gymnogramme*prothallien zu Stande, die im Vereine mit den schon früh auftretenden adventiven Sprossungen den Prothallien ein eigenthümlich krauses Aussehen gibt. Auch diese — später zu beschreibenden — adventiven Sprossungen verzweigen sich, aber nicht so reichlich wie die ursprünglichen Prothallien. An alten Prothallien treten die Verzweigungsverhältnisse nur undeutlich hervor, da bei ihnen durch gefördertes Wachsthum einzelner Sprossungen durch Fehlschlagen anderer etc. mancherlei Complicationen auftreten. Auch an jugendlichen Prothallien finden sich häufig eigenthümliche Verzerrungen, so z. B. wenn bei dichasialer Verzweigung die Seitensprosse dicht unter dem Scheitel der primären Axe auftreten; das Prothallium erhält dann die Form eines T.

Weichen die Prothallien schon durch die eben geschilderte Eigenthümlichkeit von dem gewöhnlichen Typus ab, so ist dies kaum in geringerem Grade der Fall in Bezug auf

III. die Vertheilung der Sexualorgane.

In ihrem Baue und ihrer Entstehung weichen Antheridien und Archegonien nicht von dem sonst Bekannten ab. Erstere zeigen den Bau, wie ihn Kny z. B. an *Aneimia hirta* nachgewiesen hat (Kny, Ueber Bau und Entwickelung des Farnantheridiums, Monatsber. der Berliner Akad. 1869. p. 9 des Sep.-Abdr.), es besitzt eine Stielzelle, eine Deckelzelle und eine tonnenförmige Centralzelle, die umhüllt ist von einer ringförmigen Wandzelle. Während nun aber sonst die Antheridien auf den jungen Vorkeimen sehr reichlich entwickelt werden und in regelloser Vertheilung, treten sie bei *Gymnogramme leptophylla* nur zu einem bestimmten Zeitpunkt und von einem bestimmten Orte aus auf. Sie bilden sich nämlich erst dann, wenn die Sprossung angelegt wird, welche die Archegonien entwickelt, und die deshalb der Kürze wegen als »Fruchtspross« bezeichnet werden möge. Dieser Fruchtspross vertritt die Stelle des archegonientragenden Zellpolsters auf der Unterseite der gewöhnlichen *Polypodiaceen*prothallien. Seine Bildung wird dadurch eingeleitet, dass eine Gruppe von Zellen, auf der Unterseite des Prothalliums, welche zwischen zwei Prothalliumlappen liegt, sich senkrecht zur Fläche des Prothalliums streckt und sich dann nach den drei Richtungen des Raumes theilt. In einem etwas älteren Stadium ist die so angelegte Sprossung ein von der Fläche des Prothalliums scharf abgesetztes konisches Zäpfchen. Indem die der Einbuchtung des Prothalliums zugewendete Seite desselben stärker wächst als die entgegengesetzte, erhält das Zäpfchen eine schief gegen den Boden geneigte Richtung und macht so mit der Unterseite des Prothalliums einen spitzen Winkel (s. Fig. 13). Dabei erfahren auch die Zellen des Prothalliums in der Nähe des jungen Fruchtsprosses Theilungen parallel zur Oberfläche, wodurch das Prothallium mehrschichtig wird. Der Fruchtspross entsteht immer hinter der Einbuchtung zwischen zwei Auszweigungen des Prothalliums, meist zwischen der jüngsten und zweitjüngsten, so weit dies der Protoplasma- und Chlorophyllgehalt der Prothalliumlappen erkennen lässt. Entsteht der Fruchtspross so unmittelbar hinter einer Einbuchtungsstelle, dass auch die Marginalzellen zur Bildung desselben verwendet werden, so setzen sich die Prothalliumränder noch eine kurze Strecke weit auf denselben fort. Zuweilen entsteht er aber auch weiter rückwärts von einer Einbuchtung. Anfangs zeigen alle Zellen der neugebildeten Sprossung lebhafte Theilungen, die am häufigsten sind an der basalen Partie, d. h. wo dieselbe dem Prothallium aufsitzt. Der Fruchtspross wächst dadurch in den Boden hinein. Die inneren Zellen gehen bald in den Dauerzustand über und füllen sich allmählich dicht mit Reservenahrungsstoffen, Stärke und Fett. In jugendlichen Fruchtsprossen findet sich vorzugsweise Stärke, die aus den übrigen Theilen des Prothalliums hierher wandert, späterhin treten in dem wasserreichen Zellinhalt zahlreiche Fetttröpfchen auf, die auf Zusatz von wasserhaltigem Alkohol zu grossen Tropfen zusammenfliessen, von absolutem gelöst werden. In älteren Zuständen ist die Fettemulsion eine dichtere, der Wassergehalt dem entsprechend ein geringerer, die Stärkekörner sind der Fettemulsion eingebettet.

Nach Anlegung des Fruchtsprosses findet keine weitere Verzweigung des Prothalliums mehr statt, ohne Zweifel weil die assimilirten Stoffe vorzugsweise in jenen wandern; die schon angelegten Prothalliumlappen können ihre Fläche noch vergrössern. Je mehr der Fruchtspross in den Boden eindringt, desto mehr nimmt er die Gestalt eines eiförmigen Knöllchens an, dessen dem Prothallium zugewendete Oberfläche etwas abgeplattet ist. Seine peripherischen Zellen zeigen noch längere Zeit ein Wachsthum, das sich vorzugsweise durch Theilungen parallel der Oberfläche äussert. Ein Scheitelzellwachsthum ist hier so wenig vorhanden, wie an den Prothallienflächen selbst. Am längsten bleiben die Zellen auf der dem Prothallium zugewendeten Seite theilungsfähig, sie zeigen auch noch am längsten Chlorophyllgehalt, wenn derselbe auch im Vergleich zu den oberirdischen Theilen ein spärlicher ist; namentlich sind auch die Chlorophyllkörner selbst kleiner als die der Zellfläche des Prothalliums, woraus man schliessen könnte, dass sie überhaupt nur durch Zerfallen der letzteren entstehen. In dem Maasse, als der Fruchtspross in den Boden eindringt, verschwindet auch der Chlorophyllgehalt seiner peripherischen Zellen, die blassgrüne Farbe des Knöllchens geht so allmählich in eine gelbliche über. Zugleich treten aus den peripherischen Zellen der Unterseite zahlreiche Wurzelhaare hervor. Auf der oberen, dem Prothallium zugewandten Fläche, entwickeln sich die Archegonien. Die-

selben sind ganz wie die der anderen *Polypodiaceen*-Formen gebaut und besitzen eine relativ stattliche Grösse. Die Dimensionen des Fruchtsprosses zur Zeit, wo die Archegonien angelegt werden, sind sehr variabel, am häufigsten zeigen sie eine Länge von 1-1,5 Mm., eine Breite von etwa 0,8 Mm. Die relative Grösse des Halses der Archegonien macht dieselben besonders geeignet zur Beobachtung der Bildung des Schleimes, welcher bei der Oeffnung und der Befruchtung der Archegonien eine so grosse Rolle spielt. Bringt man Schnitte durch den Fruchtspross, die unverletzte Archegonien enthalten, in Alkohol und lässt dann successive Wasser zutreten, so sieht man die seitlichen Canalzellenwände beträchtlich dicker werden. Dabei bleiben die Contouren derselben noch eine Zeit lang kenntlich, schliesslich aber geht die gequollene Masse in eine structurlose Gallerte über, deren Brechungsvermögen nahezu gleich dem des Wassers ist. Dabei bleibt aber die Dicke der den Halscanal auskleidenden Zellwände nach der Bildung des Schleimes eine gegen vorher nicht merklich verminderte. Ob man nun mit Bauke (a. a. O. p. 82 u. 83) annehmen will, der Schleim sei das Product einer nachträglich um das Plasma der Canalzellen erfolgten Membranbildung, oder ob man den Schleim als das Quellungsproduct einer inneren, dicker gewordenen Schicht der seitlichen Canalzellenwände ansieht, ist von untergeordneter Bedeutung. Jedenfalls ist er aus der Quellung von Membranen, nicht aber etwa durch die des Canalzellenplasmas entstanden.

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass Antheridien nur in der Nähe des Fruchtsprosses sich bilden. In der That erkennt man die Stelle, wo ein solcher angelegt wird, schon früh an dem massenhaften Auftreten von Antheridien. Es wird von den Farnprothallien im Allgemeinen eine Neigung zur Diöcie angegeben (vergl. Bauke a. a. O. p. 98). Bei der vorliegenden Form ist diese Neigung nicht vorhanden, vielmehr muss das hier stattfindende Verhältniss in der Entwickelung der beiderlei Sexualorgane als Proterandrie bezeichnet werden. Denn nicht nur treten auf den der Spore entkeimenden Prothallien Antheridien unmittelbar vor der Bildung des Fruchtsprosses auf, auch die später zu beschreibenden eigenthümlichen adventiven Sprossungen, die zu einer gewissen Zeit ganz mit Antheridien bedeckt sind, erzeugen später wieder Prothallien mit Fruchtsprossen. Die Antheridien treten, wie erwähnt, zuerst in unmittelbarer Umgebung der Stelle auf, wo ein Fruchtspross gebildet werden soll; von hier aus verbreiten sie sich centrifugal weiter. In geringerer Häufigkeit finden sie sich auf dem Fruchtspross selbst, meist sind sie beschränkt auf die basalen Theile desselben. In der Zeit, wo die ersten Archegonien befruchtungsfähig sind, sind die Antheridien in der Nähe des Fruchtsprosses meist alle entleert und gebräunt. In diesem Falle wird also die Befruchtung, wenn sie überhaupt stattfindet, durch Spermatozoiden bewirkt, die den Antheridien eines anderen Prothalliums entstammen. Man trifft indess auch, wiewohl seltener, reife Archegonien in unmittelbarer Nachbarschaft von reifen Antheridien.

Die Ermittelung der Zelltheilungsverhältnisse des Embryo wird erschwert durch den reichen Gehalt des umgebenden Gewebes an Reservenahrungsstoffen, in Folge welches dasselbe sehr opak ist. Ausserdem verlaufen die ersten Stadien der Embryoentwickelung sehr rasch. Die Quadrantentheilung desselben tritt indess auch bei etwas vorgerückteren Zuständen noch deutlich hervor durch die relative Dicke der Quadrantenwände. Dieselben sind in derselben Weise orientirt wie bei anderen Farnen: es wird durch eine zur Axe des Archegonium schräg geneigte Wand von der befruchteten Eizelle eine vordere (von dem Prothallium abgewandte) und eine hintere kleinere Hälfte abgeschnitten. In jeder der beiden Hälften tritt eine der vorigen nahezu senkrecht aufgesetzte Wand auf, die beiden so gebildeten Wände setzen sich an einander an. Der Embryo zerfällt so in vier Quadranten, von denen der oberste so orientirt ist, dass er von einer durch die Mitte des Halscanals gelegten Linie nahezu halbirt wird. Es ist dies eine Orientirung der Quadranten, die mit der von Hofmeister für *Pteris aquilina* abgebildeten vollkommen übereinstimmt (Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, II, Taf. I). In seinem weiteren Wachsthum zeigt der Embryo zwei Eigenthümlichkeiten. Die erste ist die, dass sich frühzeitig eine Zelle in das untere Ende des (nach der Befruchtung durch quere Dehnung der Zellen geschlossenen) Halscanals eindrängt. Hier erfährt sie später Quertheilungen und wird zu einem gegliederten Haare, dem ersten des ersten Wedels. Auf Längsschnitten des Embryos kann es den Anschein gewinnen, als ob derselbe durch dieses Haar an der Basis des

Archegonienhalscanals aufgehängt wäre, etwa wie der phanerogame Embryo an seinem Vorkeim.

Eine zweite Eigenthümlichkeit ist die, dass der Embryo schon sehr früh, noch als wenigzelliger Körper, fest mit dem ihn umgebenden Gewebe verwächst, namentlich in seinem untersten Theile. Der Fuss wird hier zu einem umfangreichen Saugorgan entwickelt, vermittelst dessen der Embryo die im Fruchtspross aufgespeicherten Stoffe an sich zieht. Die Zellen des letzteren sind deshalb, wenn die Keimpflanze einigermaassen erstarkt ist, ganz entleert. Durch diese Ernährung auf Kosten der Reservestoffe ist das rasche Wachsthum des Embryos bedingt. Ob der umfangreiche Fuss hier wie bei *Pteris aquilina* aus zwei Quadranten hervorgeht, konnte nicht ermittelt werden, es ist dies Verhältniss hier immerhin nicht unwahrscheinlich. Das Wachsthum des Embryos wird auch hier begleitet von einer Vermehrung der dem befruchteten Archegonium angrenzenden Zellen. Es bildet sich so eine halbkugelige Hervorragung auf dem Fruchtspross, welche den Embryo einschliesst. Mehr als ein Embryo wurde nie auf einem Fruchtspross beobachtet. Der Fruchtspross wächst in seinen peripherischen Theilen auch noch nach Befruchtung eines Archegoniums. Die Aussenwände der tafelförmigen peripherischen Zellen färben sich braun, diese Zellen sind aber auch jetzt noch im Stande Wurzelhaare zu treiben, deren Membranen dann ebenfalls braun gefärbt sind. In diesem Stadium wird der Fruchtspross vom Prothallium meist isolirt, dadurch, dass die Zellen des letzteren in seiner Umgebung absterben. Man findet dann die Fruchtsprosse mit oder ohne Keimpflänzchen unter abgestorbenen Prothalliumtheilen etwas im Boden versteckt als bräunliche, bis erbsengross werdende Knöllchen. Zuweilen stirbt der obere Theil junger Keimpflänzchen, die Knospe und die vorhandenen jungen Blätter ab, während der untere Theil noch im Knöllchen steckt. Dieser untere Theil zeigt aber dann nicht ebenfalls Zeichen des Absterbens, sondern im Gegentheil reichliche Zellvermehrung. Er wird so zu einem rundlichen, im Gewebe des Fruchtsprosses steckenden Körper. Bauke hat (a. a. O. p. 97) für *Pteris aquilina* einen ganz entsprechenden Fall abgebildet, ihn aber irriger Weise für ein junges Stadium eines ähnlichen Knöllchens gehalten, wie Hofmeister sie bei *Gymnogramme chrysophylla* fand (darüber unten). Dass die betreffende Bildung dies nicht sein kann, geht schon daraus hervor, dass Bauke Taf. VIII Fig. 25 die abgestorbenen oberen Partien des Keimpflänzchens mit abbildet.

Oft werden schon die ersten Archegonien des jungen Fruchtsprosses befruchtet. Geschieht dies nicht, so entwickelt er noch eine ziemliche Anzahl derselben, diese Zahl ist aber der Natur der Sache nach eine begrenzte, da der Fruchtspross nicht wie das Zellpolster alter wuchernder Prothallien anderer *Polypodiaceen* seine Oberfläche stetig vergrössert. Schlagen alle Archegonien fehl, so tritt der Fruchtspross in ein neues Stadium ein, er wächst zu einem neuen Prothallium aus. Es geschieht dies meist noch, so lange er sich im Zusammenhange mit dem alten Prothallium befindet. Man bemerkt an solchen Fruchtsprossen auf der dem alten Prothallium zugewandten Oberfläche zwei Lappen aus engem, in lebhaften Theilungen begriffenem Zellgewebe. Die Flächen dieser Lappen sind senkrecht zur Oberfläche des Fruchtsprosses, sie stehen an demselben mehr oder minder seitlich. Der eine Lappen entsteht etwas früher als der andere, die Entstehung desselben ist folgende. Ein Querschnitt (Fig. 17) durch die Stelle eines Fruchtsprosses, wo eben ein Prothallium angelegt wird, zeigt, dass zunächst in einer Gruppe von peripherischen Zellen ein Wachsthum senkrecht zur Oberfläche auftritt. Dasselbe äussert sich in den betreffenden Zellen, indem sie sich durch Wände theilen, die der Aussenwand schief aufgesetzt sind. In einer der durch den Querschnitt getroffenen Zellen, sie ist mit A bezeichnet, ist dies Wachsthum ein besonders intensives, diese Zelle vergrössert sich weit mehr als die anderen und wölbt sich über dieselben hervor. Durch eine auf ihrer Wachsthumsrichtung senkrechte Wand zerfällt sie in zwei Tochterzellen, eine grössere dreiseitige, mit gewölbter Aussenwand und eine kleinere, tafelförmige. Der ganze bisher geschilderte Wachsthumsvorgang tritt zuerst an einer Stelle der Oberfläche des Fruchtsprosses auf, erstreckt sich dann aber eine mehr oder minder grosse Strecke weit längs derselben. Es erhebt sich dadurch über die Oberfläche ein kleiner Wall von Zellgewebe, dessen Saum eingenommen wird von Zellen, die die Gestalt der mit A und A_1 bezeichneten haben. Dieser Wall wächst zunächst in seiner basalen Partie, die dem Gesagten zufolge eine mehrschichtige

ist. Weiterhin aber wird das Wachsthum übernommen von den am Saume gelegenen Zellen A, A_1, diese verhalten sich wie gewöhnliche Prothalliumrandzellen, und so wird der neu angelegte Prothalliumlappen in seinem oberen Theile einschichtig. Ganz ebenso wird unmittelbar nach dem ersten der zweite Lappen angelegt, seine Fläche ist der des ersten parallel, beide stehen also senkrecht auf der Fläche des alten Prothalliums, das den Fruchtspross erzeugt hat. Das Wachsthum dieser Lappen ist wie das des Embryos ein ausserordentlich rasches. Es beschränkt sich nicht auf das Wachsthum der Marginalzellen, es bleiben, wie dies oben für das Wachsthum neu angelegter Prothalliumsauszweigungen angegeben wurde, auch die weiter innen, auf der Fläche gelegenen Zellen noch eine Zeit lang theilungsfähig. Dabei wandern die Reservenahrungsstoffe, die in dem Fruchtsprossknöllchen aufgespeichert waren, in die neu angelegten Sprossungen. Nicht immer entwickeln sich die beiden so angelegten Lappen gleichmässig, gewöhnlich wächst der eine viel rascher als der andere, der zuweilen in seiner Entwickelung ganz stehen bleibt und fehlschlägt. Der geförderte Lappen dagegen wächst um so intensiver, er verzweigt sich wie es oben von jungen Prothallien angegeben wurde. Seine Fläche wird häufig eine gekrümmte, da er mit einer relativ schmalen Basis dem Fruchtsprosse aufsitzt, und sein Flächenwachsthum ein sehr beträchtliches ist. Einen solchen Fall zeigt z. B. Fig. 19. Aehnliche Bilder können den Anschein bieten, als ob auf der Oberfläche überhaupt nur eine hufeisenförmig gekrümmte junge Prothalliumfläche vorhanden sei, es gelingt aber bei genauerer Untersuchung immer, den zweiten Lappen nachzuweisen. Auch die Zellen der Oberfläche des Fruchtsprosses zwischen den neu angelegten Prothalliumlappen zeigen nach der Bildung desselben noch Theilungen. Namentlich ist dies der Fall in der Partie, welcher die zwei jungen Lappen aufsitzen. Die hier gelegenen Zellen theilen sich einige Mal parallel der Oberfläche des Fruchtsprosses und zeigen dann eine bedeutende Streckung. Die zwei Prothalliumlappen, die aus dem Fruchtspross hervorgegangen sind, erscheinen dann einem walzlichen Stiele aufgesetzt, an dessen Basis der Fruchtspross noch als rundliche Anschwellung kenntlich ist. Zwischen den zwei Lappen wird häufig gleich wieder ein junger Fruchtspross gebildet, und gerade in diesen Fällen tritt die Bildungsweise der Fruchtsprosse am klarsten hervor. In anderen Fällen unterbleibt jene beträchtliche Streckung des betreffenden Zellcomplexes. — Die zwei beschriebenen Prothalliumlappen verhalten sich ihrer Anlegung und ihrer Ausbildung nach ganz wie Verzweigungen eines und desselben Prothalliums. Es zeigt sich dies namentlich dadurch, dass zwischen ihnen ein Fruchtspross angelegt werden kann, was, wie oben dargelegt wurde, immer nur in der Einbuchtung zwischen zwei Prothalliumlappen, den Auszweigungen eines und desselben Prothalliums, geschieht. Es ist also klar, dass die Prothalliumlappen, die auf dem Fruchtspross angelegt werden, als Auszweigungen desselben aufgefasst werden müssen, und diese Auszweigung ist mutatis mutandis ganz dieselbe wie die einer flächenförmigen Prothalliumaxe. Es geht zugleich aus diesem Verhalten hervor, dass der Fruchtspross in der That einer Prothalliumaxe oder Auszweigung äquivalent ist. Dass von zwei angelegten Prothalliumlappen der eine der geförderte, sich weiter verzweigende ist, dies ist ein auch bei der oben als der Anlage nach dichasial bezeichneten Verzweigung junger Prothallien nicht seltenes Verhältniss.

In einem Falle, wo — ohne Zweifel durch äussere schädigende Einflüsse — die Anlage eines neuen Prothalliums am Fruchtsprosse fehlgeschlagen war, hatte derselbe seitlich eine kleinere knollenförmige Bildung entwickelt, in welche die Reservestoffe hineinwanderten. Es ist anzunehmen, dass das so gebildete Knöllchen Archegonien oder ein neues Prothallium entwickelt hätte. In einem zweiten Falle fand sich auf einem Fruchtspross, der einen beinahe ganz ausgebildeten Embryo trug (Fig. 16), die fehlgeschlagene Anlage eines Prothalliumlappens. Ob dieser letztere fehlschlug, weil nachträglich noch ein Archegonium befruchtet wurde, oder ob ein Archegonium nachträglich gebildet wurde, weil jene Anlage fehlschlug, das bleibe dahingestellt, wahrscheinlicher ist das erstere, da man auch sonst zuweilen auf Fruchtsprossen, die schon die Prothallienlappen angelegt haben, dem Anscheine nach noch befruchtungsfähige Archegonien findet.

IV. Bildung der adventiven Sprossungen.

Die Bildung von adventiven Sprossungen, d. h. von solchen Auszweigungen des Prothalliums, die mit dessen normaler Verzwei-

gung nichts zu thun haben, und aus solchen Zellen hervorgehen, die schon zu Dauerzellen geworden waren, ist bei *Gymnogramme leptophylla* eine sehr reichliche und mannichfaltige. Schon wenn das Prothallium noch aus einer einfachen Zellreihe besteht, hat jede Zelle derselben die Fähigkeit, zu einem Adventivsprosse auszuwachsen. Dies geschieht besonders dann, wenn durch irgend welche Schädigung der Spitze des Vorkeims das Wachsthum der Endzellen sistirt ist. Adventive Auszweigungen bilden sich aber auch, wenn die Endzellen sich noch in ganz normalem Zustand befinden. Es entsteht dann aus einer Gliederzelle der Zellreihe entweder eine neue Zellreihe mit einer von der der alten in mehr oder minder grossem Winkel divergirenden Wachsthumsrichtung; oder es gehen in der betreffenden Zelle Theilungsvorgänge voraus, so dass gleich eine Zellfläche angelegt wird. In letzterem Falle schlägt dann das Ende der primären Zellreihe häufig fehl.

Besonders die unteren, der Spore zunächst gelegenen Zellen haben die Neigung, zu adventiven Auszweigungen auszuwachsen, und unter ihnen ist es gerade die unterste, der Spore unmittelbar angrenzende Zelle, welche das Verhalten am häufigsten zeigt. Während diese und die ihr benachbarten Zellen gewöhnlich ein sehr hyalines, chlorophyllloses oder höchst chlorophyllarmes Protoplasma besitzen, zeigen sie sich, wenn es an die Bildung eines Adventivsprosses geht, mit Chlorophyll und Protoplasma reich erfüllt. Dann treibt eine solche Zelle entweder an irgend einer Stelle eine seitliche Ausstülpung, die abgegrenzt wird, und die erste Zelle der adventiven Zellreihe darstellt, oder theilt sich eine solche Gliederzelle in eine kürzere und eine längere Tochterzelle, von denen dann die erstere, mit Chlorophyll und Protoplasma gefüllt, zur Ursprungsstelle einer Zellreihe wird. Besonders häufig und charakteristisch ist dies bei der untersten Gliederzelle. Diese ist gewöhnlich sehr langgestreckt, ihre kleinere Tochterzelle ist immer die an die Spore angrenzende. Diese Zelle schwillt dann kugelig an und wird zur Anfangszelle einer neuen Zellreihe.

Ein zweiter Fall ist, wie erwähnt, der, dass statt einer Zellreihe von Anfang an eine Zellfläche angelegt wird. Es kann dies in der Weise vor sich gehen, wie dies in Fig. 20 dargestellt ist. Hier hat sich eine Gliederzelle durch einander senkrecht aufgesetzte Wände in vier Tochterzellen getheilt, von denen, wie andere Entwickelungsstadien zeigen, zwei seitlich neben einander liegende sich wie die Endzellen eines aus zwei Zellreihen bestehenden Prothalliums verhalten, sie geben also einer zunächst zweireihigen adventiven Zellfläche den Ursprung.

In anderen Fällen betheiligen sich an der Bildung einer solchen zwei Gliederzellen oder eine und die Tochterzelle einer der angrenzenden. Wird auf diese Weise aus den Gliederzellen einer der Spore entkeimten Zellreihe eine adventive Zellfläche gebildet, so ist es nicht selten, dass die Spitze der primären Zellreihe kein weiteres Wachsthum zeigt und allmählich verkümmert.

An älteren Prothallien treten Adventivsprosse entweder am Rande oder auf der Fläche auf.

Das Prothallium erreicht, wie oben gezeigt wurde, das Ende seiner Entwickelung nach der Bildung des Fruchtsprosses. Während nun aber der Theil des Prothalliums in der Nähe des Fruchtsprosses abstirbt, bleiben Partien am Rande des Prothalliums lebensfähig und wachsen zu neuen Zellflächen aus. Im einfachsten Falle geschieht dies so, dass jeder der einzelnen Lappen, in welche das verzweigte Prothallium getheilt ist, weiter wächst, während die hinteren Theile absterben, wodurch dann die einzelnen Lappen isolirt werden. Weit häufiger ist es indess, dass nur einzelne Zellcomplexe des Randes und der weiter einwärts gelegenen Zellen wachsthumsfähig bleiben. Diese Theile der Prothalliumsfläche sind dann von einander getrennt durch abgestorbene Theile. Protoplasma und Chlorophyll wandert in die lebensfähigen Theile und diese zeigen dann ein gesteigertes Wachsthum nicht nur der Rand-, sondern auch der Flächenzellen. Es wird so eine über den Rand des alten Prothalliums hervorragende Zellfläche gebildet, die meist eine langgestreckte Gestalt hat, und sich ebenso, aber weniger häufig und weniger regelmässig verzweigt, wie die jungen Keimprothallien.

Von diesem Fall nur quantitativ verschieden ist der, dass nur einzelne wenige Marginalzellen lebensfähig bleiben, sich vergrössern, über den Rand des Prothalliums hervorwölben, und so, nach dem gewöhnlichen Wachsthumsschema, zu Anfangszellen eines neuen Prothalliums werden.

Endlich kommt es vor, dass eine Zelle des Randes zu einer Zellreihe auswächst, während

die umgebenden Randzellen absterben. Diese adventive Zellreihe wird oft sehr gross im Verhältniss zu den der Spore entkeimten. Ihr weiteres Wachsthum aber entspricht ganz dem der letzteren. *Aspidium filix mas* zeigt nach Pedersen dasselbe Verhältniss, auch hier können am Rande der Vorkeimfläche aufs Neue Zellfäden ihren Ursprung nehmen, um mit einer zweiten Zellfläche abzuschliessen (Pedersen a. a. O. p. 39). Randbürdige Adventivsprosse gibt Hofmeister von *Notochlaena, Allosorus, Gymnogramme calomelanos* an (vergl. Unters. p. 84), Bauke von den *Cyatheaceen* (a. a. O. p. 98). Bei den von Kny untersuchten *Polypodiaceen* zeigten sich Adventivsprosse nur selten. Dagegen finden sich solche nach Kny und Lürssen bei den *Osmundaceen* sehr reichlich, und es entstehen hier aus den adventiven Sprossungen neue Prothallien. Schon Hofmeister machte darauf aufmerksam, dass an den Adventivsprossen besonders häufig Antheridien entstehen. Bei den auf oben beschriebene Weise entstehenden Adventivsprossungen von *Gymnogramme leptophylla* ist dies nicht der Fall. Nie wurde auf einem solchen Adventivsprosse ein Antheridium bemerkt, ausser wenn derselbe einen Fruchtspross anlegte, also zu einem vollständigen Prothallium geworden war. In dieser Beziehung, dem Fehlen gestreckter mit Antheridien besetzter Adventivsprossungen erinnert also die vorliegende Form an die *Osmundaceen*.

Dagegen werden Antheridien sehr reichlich entwickelt auf der zweiten bei *Gymnogramme leptophylla* sich findenden Art von Adventivsprossen, den flächenbürtigen. Es ist schon bei der Bildung adventiver Auszweigungen aus Randzellen eine nicht seltene Erscheinung die, dass die Fläche dieser Auszweigung mit der des alten Prothalliums nicht zusammenfällt; bei den auf der Fläche des Prothalliums entstehenden Adventivsprossen ist dies ohnehin selbstverständlich. Dabei zeigen die so entstehenden Sprossungen meist die Eigenthümlichkeit, dass sie nicht als einschichtige Zellflächen, sondern als Knöllchen ausgebildet werden, die ihrer Structur nach ganz mit dem zum Knöllchen umgebildeten Fruchtspross übereinstimmen. Sie unterscheiden sich aber von diesem durch ihre Entstehung, ihre geringere Grösse, und vor Allem dadurch, dass sie nie Archegonien tragen. Während der Fruchtspross nur in Einzahl auf einem Prothallium angelegt wird, und zwar an einer ganz bestimmten Stelle auf der Unterseite desselben, finden sich die knolligen Adventivsprossen oft in Vielzahl auf beiden Seiten des Prothallium, vorzugsweise aber auf der Unterseite, in regelloser Vertheilung. Während ferner der Fruchtspross aus dem Wachsthum einer Zellgruppe hervorgeht, betheiligen sich an der Bildung jener Adventivknöllchen nie mehr als zwei Zellen, gewöhnlich sogar nur eine. Dieselbe wölbt sich blasig über die Fläche des Prothalliums hervor und theilt sich dann durch eine, auf der Fläche des Prothalliums senkrecht stehende Wand. Fig. 21 zeigt einen Zustand, wo sich in der grösseren der so gebildeten Tochterzellen jener ersten Wand eine zweite, ebenfalls senkrecht auf dem Prothallium stehende aufgesetzt hat. Diese Theilungen durch zum Prothallium senkrechte Wände wiederholen sich zunächst (Fig. 22 u. 23), während zugleich der Zellcomplex mehr über die Fläche des Prothalliums hervortritt. Er bildet sich zu einem Zellkörper um, in dem auch Theilungen parallel zur Fläche des Prothalliums auftreten. Schliesslich sitzt der Adventivspross als rundliches Knöllchen mit schmaler Basis dem Prothallium auf. Schon ehe dieses Stadium erreicht ist, sprossen oft sämmtliche Zellen der Oberfläche des Adventivsprosses zu Antheridien aus, man sieht von oben ein dem alten Prothallium aufsitzendes Büschel von Antheridien. Gewöhnlich aber ist die Antheridienentwickelung eine beschränktere, und die adventiven Knöllchen zeigen in ihrem ferneren Verhalten ganz einen dem des Fruchtsprosses analogen Entwickelungsgang. Die Knöllchen treiben Wurzelhaare, füllen sich mit Stärke und Fett und bilden schliesslich ganz wie der Fruchtspross zwei Prothalliumlappen. Die Fläche derselben steht auch hier senkrecht auf dem alten Prothallium (Fig. 24). Die zwei Lappen entwickeln sich hier meist gleichmässig, und zwischen ihnen bildet sich nicht selten ein Fruchtspross, der aber auch erst nach weiterer Verzweigung des Prothalliums auftreten kann. Es findet sich also auch hier nur das Verhältniss der Proterandrie, nicht der Diöcie. Antheridien bilden sich auch auf den Prothalliumlappen, zu welchen die adventiven Knöllchen ausgesprosst sind, oft noch in reichlicher Menge. Auch hier findet sich das bei den Fruchtsprossen erwähnte Verhältniss, dass die Partie des Knöllchens, welcher die Prothalliumlappen aufsitzen, eine beträchtliche Streckung erfährt (Fig. 24).

Dieser Vorgang tritt zuweilen auch bei solchen adventiven Knöllchen ein, die nicht oder noch nicht zu einem neuen Prothallium ausgesprosst sind, und zwar nur bei solchen, die auf der Unterseite des alten Prothalliums sitzen. Ihre basale Region zeigt intercalares Wachsthum und Streckung ihrer Zellen, so dass das Knöllchen auch hier einem Stiele aufsitzt. Es wird durch diesen Vorgang etwas tiefer in den Boden versenkt. Stiel und Knöllchen findet man dann bedeckt mit Wurzelhaaren und dazwischen Antheridien in Menge. Es scheinen ähnliche Knöllchen gewesen zu sein, die Hofmeister von *Gymnogramme chrysophylla* angibt (vergl. Unters. p. 84). Es heisst dort: »Eine besonders merkwürdige Erscheinung zeigen häufig im Winter alte, fehlgeschlagene Prothallien von *Gymnogramme chrysophylla*. Es bilden sich nahe an ihrem hinteren Ende eines oder mehrere eiförmige Knötchen von Zellgewebe, kleine ... Knollen aus engen Zellen zusammengesetzt, welche dicht mit Stärkemehl und Oeltröpfchen erfüllt sind. ..... Sind vielleicht diese wunderbaren Organe Brutknospen, bestimmt, das Prothallium fortzupflanzen?« Es geht aus Obigem hervor, dass die Knöllchen von *Gymnogr. leptophylla* allerdings das Prothallium fortpflanzen. (Als Knospen können sie nach der jetzigen Terminologie nicht bezeichnet werden, da man darunter einen beblätterten Spross mit noch nicht gestreckten Internodien versteht [vergl. Hofmeister, Allgemeine Morphologie, p. 421, Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl. p. 159.])

Bei *Gymnogramme chrysophylla* aber wurden an den Exemplaren des Strassburger botanischen Gartens solche Knöllchen bis jetzt nicht bemerkt. Archegonien bilden die Prothallien dieser Pflanze auf einem Zellenpolster auf der Unterseite ganz wie die gewöhnlichen *Polypodiaceen*.

Es fehlt nicht an unwesentlichen Modificationen in der Bildung der Adventivknöllchen. So kann sich z. B. eine Zelle des alten Prothallium theilen, ehe sie sich blasig über die Oberfläche hervorwölbt, und Letzteres geschieht nun mit beiden oder nur mit einer Tochterzelle; auch können zwei neben einander liegende Zellen an der Bildung des Knollchens theilnehmen etc. Ferner kommt es vor, dass aus einem solchen Knöllchen nicht zwei, sondern nur ein Prothalliumlappen hervorgeht, was zugleich eine Annäherung ist an das seltenere Vorkommen, dass die flächenbürtige adventive Sprossung überhaupt gar nicht die Form eines Knöllchens annimmt, sondern sich sogleich als Zellfläche entwickelt.

Die Adventivknöllchen bilden sich nur an alten, im Absterben begriffenen Prothallien, die aus Randzellen hervorgehenden gewöhnlichen adventiven Sprossungen auch an ganz jungen, spatelförmigen Vorkeimen, ausserdem, wie erwähnt, auch an den einfachen, der Spore entkeimten Zellreihen. Von einem Scheitelzellwachsthum der Adventivsprosse, wie es von Kny für *Osmunda*, von Bauke für die *Cyatheaceen* angegeben wurde, konnte im vorliegenden Falle nichts bemerkt werden. Während an jugendlichen Prothallien adventive Sprossungen nur gelegentlich erscheinen, treten sie an Prothallien, die nach Ausbildung eines Fruchtsprosses absterben, ganz constant auf. Es ist dies Verhältniss von grosser Bedeutung für die Oekonomie der ganzen Pflanze. Es perennirt nämlich das Prothallium durch seine adventiven Sprossungen, während die ungeschlechtliche Generation, das eigentliche Farnkraut, nach der Bildung der Sporen gänzlich abstirbt. Ueberlässt man ein Prothallium von *Gymnogramme leptophylla* seiner Entwickelung, so bilden sich aus demselben dichte krause Räschen von Prothallien, aus denen unter Umständen Keimpflänzchen hervortreten. Im botanischen Garten zu Strassburg befinden sich solche, einem einzigen Prothallium entstammende Räschen von bis zu 2 Ctm. Durchmesser. Embryonen und befruchtungsfähige Archegonien fanden sich nur zu zwei bestimmten Zeiten, März-April und November und anfangs December (über die Monate Juni-August liegen keine Beobachtungen vor). Es wird diese Thatsache erklärlich, wenn man das Vorkommen und die Verbreitung von *Gymnogramme leptophylla* ins Auge fasst. Sie ist eine Pflanze des Mittelmeergebietes (die ausgesäten Sporen stammten von Antibes) und findet sich ausserdem auf den Azoren, Madeira, dem Cap d. g. H. etc. Das Mittelmeergebiet hat bekanntlich zwei ziemlich scharf getrennte Vegetationsperioden, Frühjahr und Spätherbst. Diese Vegetationsperioden sind getrennt einerseits durch einen dürren Sommer, andererseits durch einen kurzen Winter. Die Zeiten, in welchen Embryonen von *Gymnogramme* gefunden wurden, stimmen also ganz mit diesen Vegetationsperioden. In diesen entwickeln sich die *Gymnogramme*pflänzchen sehr rasch auf Kosten der Reservestoffe, die im Fruchtspross abge-

lagert sind. Es stimmen damit auch die Daten der Einsammlung sporentragender Pflänzchen, die sich im Strassburger Universitätsherbarium befinden; die meisten Exemplare sind vom April und Mai, eines vom Januar. Der Fruchtspross ist vermöge seines Baues befähigt, eine Periode längerer Trockenheit zu ertragen, falls er in einer Vegetationsperiode nicht zur Entwickelung gelangt, wird dies also in der nächsten der Fall sein. Ebenso sehen wir das Prothallium mit der Fähigkeit ausgerüstet, dem Fruchtspross ähnliche Knöllchen zu entwickeln. Auch diese können in den Mauerritzen, in denen *Gymnogramme* sehr häufig wächst, oder in der Erde einen längeren Ruhezustand durchmachen, und sichern so unter allen Umständen das Perenniren des Prothalliums. Es liegt also hier ein ganz ähnliches Verhältniss vor, wie bei vielen Angiospermen, die in denselben Gebieten wie *Gymnogramme* vorkommen. Zeichnen doch gerade diese Gebiete sich aus durch ihren Reichthum an perennirenden Knollen- und Zwiebelgewächsen, eine Erscheinung, die auf demselben Anpassungsprincipe beruht, wie bei dem besprochenen Prothallium.

Lassen sich so einzelne Eigenthümlichkeiten der *Gymnogramme*prothallien auf eine im Vergleich mit den übrigen Farnprothallien weitgehende Anpassung an äussere Verhältnisse zurückführen, so ist diese Anpassung doch nicht im Stande, die morphologischen Eigenthümlichkeiten dieses Prothalliums zu erklären. Diese Eigenthümlichkeiten sind hauptsächlich die Verzweigung der Prothallien, und der Umstand, dass der Fruchtspross, wenn er keinen Embryo trägt, ein neues Prothallium entwickelt. Ausserdem könnte man noch die Bildung adventiver Sprossungen auf der Fläche nennen. Vergleicht man den Entwickelungsgang der in Rede stehenden Prothallien mit denen der sonstigen Farnprothallien, so tritt vor Allem hervor, dass, wenn innerhalb der für typisch angesehenen *Polypodiaceen*prothallien solche Abweichungen vorkommen, man die Abweichungen vom *Polypodiaceen*typus, wie sie bei anderen Familien sich finden, so lange nicht für etwas diesen Eigenthümliches wird ansehen dürfen, bis eine grössere Anzahl von Formen untersucht ist. Ein an *Gymnogramme* erinnernder Entwickelungsgang findet sich nach Burck bei *Aneimia*, da hier die Zellfläche seitlich als Auszweigung des jungen Prothalliums angelegt wird. Auch sonst wird dieses seitliche Auftreten eines Prothalliumlappens angegeben, z. B. von Kny für *Ceratopteris*. Der grosse Unterschied von der oberen Verzweigung ist aber der, dass zwischen den zwei Lappen des Prothalliums von *Ceratopteris* und den anderen Formen ein Vegetationspunkt sich befindet, der bei *Gymnogramme leptophylla* nicht vorhanden ist.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass die Prothallien von *Osmunda regalis* mit *Gymnogramme* die reichliche Bildung von adventiven Sprossungen gemein haben. Aber auch ausserdem finden sich an den *Osmunda*prothallien eigenthümliche, bisher nicht beobachtete Verhältnisse. Diese Prothallien weichen von dem *Polypodiaceen*typus hauptsächlich durch die ihnen eigenthümliche Mittelrippe ab, zu deren beiden Seiten die Archegonien in zwei Längsreihen angeordnet sind. Kny und Lürssen haben die Entwickelung der *Osmunda*prothallien bis zu dem Punkte verfolgt, wo dieselben die bekannte Herzform annehmen. Es ist dies indess nur das erste Stadium der Entwickelung dieser Prothallien. Wird nämlich keines der Archegonien befruchtet, so wächst das Prothallium fort. Der Vegetationspunkt liegt bekanntlich in der Tiefe der Einbuchtung zwischen den zwei Lappen des Prothalliums. Die hier gelegenen Zellen theilen sich fast ausschliesslich durch Querwände. Sie zerfallen dabei in grössere äussere Zellen, die sich wieder durch Querwände theilen, und in kleinere innere. Die letzteren oder ihre Tochterzellen theilen sich auch durch Längswände und ausserdem treten nahe hinter der Einbuchtung auch Theilungen parallel der Fläche des Prothalliums auf, so dass die Mittelrippe hier sich fortsetzt. Archegonien werden immer neue gebildet; da nach dem Obigen die Längstheilungen der Zellen, welche die Mittelregion des Prothalliums einnehmen, erst hinter dem Vegetationspunkte erfolgt, so stehen die Archegonien nicht längs zwei geraden, sondern auf zwei gekrümmten, gegen den Vegetationspunkt sich zusammenneigenden Linien. Die Orte intensivster Zellvermehrung liegen zu beiden Seiten der Einbuchtung. Hier theilen sich die Randzellen auch durch Längswände und daneben oft wiederholt durch Querwände. Diese Zonen intensivster Zellvermehrung setzen sich auf die der Einbuchtung nächsten Partien der Lappen des Prothalliums fort. Auf diese Weise wächst das Prothallium eine Zeit lang und nimmt an Länge und Breite zu. Es

geht übrigens aus dem Gesagten hervor, dass das Wachsthum vorzugsweise ein Längenwachsthum ist. Die Mittelregion des Prothalliums (der Vegetationspunkt und die basalen Partien der Lappen) wird gleichsam immer über die älteren Theile herausgestülpt. Ausserdem tritt aber an den *Osmunda*prothallien noch ganz regelmässig eine Verzweigung auf. Dieselbe wird so angelegt, dass eine Gruppe von Zellen des Vegetationspunktes, seitlich von dessen Mitte, ein gesteigertes Wachsthum zeigen. Sie theilen sich wiederholt durch Querwände, und ausserdem treten sowohl in den Randzellen, wie in den weiter innen liegenden, Längswände auf. Das Resultat dieses Vorganges ist, dass sich seitlich aus dem verbreiterten Vegetationspunkt, also aus einem Winkel der Einbuchtung des Prothalliums, eine Sprossung erhebt, die Anlage eines neuen Prothalliumlappens (vergl. Fig. 25). In der basalen Region des diesem angrenzenden älteren Prothalliumlappens findet fortan kein Wachsthum mehr statt, wohl aber wächst der junge Spross, der sich vielleicht passend als Innovationsspross bezeichnen lässt, beträchtlich, und zwar fast ausschliesslich auf seiner dem Vegetationspunkt zugewandten Seite. So kommt es, dass er früh schon über den Prothalliumlappen übergreift, auf dessen Seite er angelegt wurde, ein Verhältniss, in welchem die wellige Form älterer Prothallien begründet ist. Die Zellen des ursprünglichen Vegetationspunktes, die nicht zur Bildung des Innovationssprosses verwendet wurden, zeigen fortan das gewöhnliche Wachsthum, wie es oben angegeben wurde. Bezeichnet man den ursprünglichen Prothalliumlappen, an dessen Seite der Innovationsspross *I* entstand, mit *A*, den anderen mit *B*, so liegt also jetzt der Vegetationspunkt zwischen *I* und *B*. Hat *I* eine gewisse Grösse erreicht, so bildet sich ganz auf dieselbe Weise, wie *I* angelegt wurde, auf der Seite von *B* ein zweiter Innovationsspross I^1. Jetzt liegt der Vegetationspunkt zwischen *I* und I^1 (s. Fig. 26). Nur diese Sprosse wachsen jetzt, während die alten *A* und *B* seitlich zu liegen kommen, sie werden gewissermaassen aus der Einbuchtung herausgestülpt. Das Prothallium ist jetzt ein bandförmiger Körper, ganz von dem Aussehen einer *Pellia*. Auf jeder Seite der Mittelrippe hat das Prothallium nach dem Obigen zwei, durch eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung getrennte Lappen, auf der einen Seite *I* und *A*, auf der anderen I^1 und *B*. Zwischen *I* und I^1 geht das Wachsthum nun ganz auf dieselbe Weise vor sich, wie zwischen *A* und *B*; neue Innovationssprosse werden gebildet und die Mittelrippe verlängert sich. Dass die Einbuchtungen zwischen den einzelnen Lappen nicht bis zur Mittelrippe gehen, ergibt sich aus dem Obigen von selbst, ebenso dass die durch die Mitte eines jungen Innovationssprosses gelegte gerade Linie, die ursprünglich mit der Mittelrippe einen (gegen den Vegetationspunkt gekehrten) spitzen Winkel machte, dieselbe schliesslich fast senkrecht trifft. Es ist dies eine Folge davon, dass die Lappen, zwischen denen der Vegetationspunkt liegt, fast ausschliesslich an der diesem zugekehrten Seite wachsen, während zugleich die Mittelregion des Prothalliums sich stetig verlängert. Das so aus Sprossungen verschiedenen Alters zusammengesetzte Prothallium erreicht eine beträchtliche Länge. Es befinden sich im Strassburger bot. Garten vier Jahre alte, 3–4 Ctm. lange Prothallien, die in ihrem Aeusseren täuschend der *Pellia epiphylla* gleichen, übrigens ein dunkleres Grün als letztere Pflanze haben. Da man nun Keimpflänzchen zuweilen ziemlich weit hinten an einem solchen Prothallium findet, so ist die Vermuthung gestattet, dass in einzelnen Fällen wenigstens Prothallien selbst dann sich weiter entwickeln, wenn auf ihnen ein Embryo gebildet wurde. Es fanden sich unter den *Osmunda*prothallien auch alte *Polypodiaceen*prothallien, die ein ganz ähnliches Wachsthum wie jene zu haben schienen. Es zeigt das Obige, dass die Prothallien von *Osmunda* mehrfach an die von *Gymnogramme leptophylla* erinnern, einmal durch die reichliche Bildung von Adventivsprossungen, die zu neuen Prothallien werden und ausserdem durch ihre Verzweigung. In letzterer Beziehung finden von dem oben beschriebenen Modus zuweilen einige Abweichungen statt. So z. B. die, dass die auf einander folgenden Innovationssprosse statt abwechselnd auf beiden Seiten, zwei Mal auf derselben Seite auftreten. Ferner findet man dichotom verzweigte Prothallien, wenngleich sehr selten. Bei diesen gabelt sich die Mittelrippe (Fig. 27), jede der secundären Mittelrippen geht in eine Prothalliumauszweigung, deren jede in ihrer Einbuchtung einen Vegetationspunkt besitzt. Da keine jüngeren Entwickelungsstadien dieses Verhältnisses aufgefunden werden konnten, so muss seine Entstehungsgeschichte dahingestellt bleiben. Am einfachsten ist es

wohl, eine wirkliche Gabelung des Vegetationspunktes anzunehmen, derart, dass in seiner Mitte zwei Sprossungen auftraten (oder eine, wie bei *Pellia* nach Kny's Anschauung aus zwei idealen Hälften zusammengesetzte Mittelsprossung) und so zwischen jeder dieser Sprossungen und dem nächsten älteren Prothalliumlappen ein Vegetationspunkt lag.

Man hat bisher oft die Prothallien lediglich als Träger der Sexualorgane der Farne aufgefasst. Die beiden oben angeführten Beispiele zeigen aber, dass den Prothallien unter Umständen auch eine ganz selbständige Vegetation zukommt. Dass diese unterbleibt, wenn ein Embryo entwickelt wird, das hat seinen einfachen physiologischen Grund darin, dass dieser jetzt alle Nährstoffe, welche vom Prothallium assimilirt werden, in Anspruch nimmt. Es ist dies ein ähnliches Verhältniss wie das, welches eintritt, wenn das Wachsthum einer phanerogamen Blüthenaxe durch eine Terminalblüthe beendigt wird. Die morphologische Differenzirung der Prothallien, auf die unten zurückzukommen sein wird, kann durch jenes Verhältniss zwar verdeckt werden, aber vorhanden ist sie deshalb doch.

Es steht *Gymnogramme leptophylla* auch in Betreff einer anderen Eigenthümlichkeit nicht isolirt unter den *Filicineen*. Es erinnert nämlich das Verhalten des Fruchtsprosses, dieses knolligen, bald chlorophylllos werdenden Trägers der Archegonien, an das, was wir von der Prothallienbildung der *Ophioglosseen* wissen. Auch diese sind ja nach den Beschreibungen von Hofmeister und Mettenius chlorophyllose Knöllchen von Zellgewebe. Nach den bei *Gymnogramme* sich findenden Verhältnissen ist zu vermuthen, dass auch bei den *Ophioglosseen* ein Stadium des Prothalliums existirt habe, wo dasselbe chlorophyllhaltig ist und über dem Boden vegetirt. Es findet diese Annahme eine Stütze dadurch, dass nach de Bary (Berichte der naturf. Ges. zu Freiburg in Br. 1858 Heft 4) das Prothallium von *Lycopodium inundatum* in seinen ersten Entwickelungsstufen aus chlorophyllhaltigen Zellen besteht, während die einzigen weiter bekannten älteren Stadien von *Lycopodiaceen*prothallien, die von *Lycopodium annotinum*, chlorophylllose, wulstige Zellgewebskörper sind (vergl. Fankhauser, Bot. Ztg. 1873. Nr. 1).

Es ist nicht zu verkennen, dass das Verhältniss zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generation bei dem besprochenen Farnkraut ein anderes ist, als bei den sonstigen Formen. Die geschlechtliche Generation ist es hier, die eigentlich dauernd vegetirt, auf ihr erscheint die ungeschlechtliche wie das Moossporogonium auf dem Moospflänzchen. Diese ungeschlechtliche Generation hat einen sehr einfachen Bau und eine sehr begrenzte Existenz. Die zarten durchscheinenden Wedel bestehen aus drei Zellschichten. Die Blattfläche wird von der beschreibenden Botanik als kahl bezeichnet, sie besitzt aber, ausser den den Farnen so häufig zukommenden Drüsenhaaren, lange spitze, dickwandige, gewöhnlich ein-, zuweilen zweizellige Haare, welche hauptsächlich auf der Oberfläche sich finden und nur aus den langen Epidermiszellen entspringen, welche die Blattnerven begleiten; die Haare bilden also auf jeder Seite eines Blattnervens eine Reihe. Das Stämmchen bezeichnet Milde (a. a. O. p. 9) als kaum angedeutet, es ist dicht mit Wedelstielen besetzt und erreicht selten eine grössere Länge als 5 Mm. Auf dem Querschnitt erkennt man, dass ein Ring von Treppengefässen ein centrales Mark umgibt; sclerenchymatische Elemente scheinen gänzlich zu fehlen. An jedes Blatt geht ein Gefässbündel. Die ganze sporenbildende Generation vegetirt nur wenige Monate; Milde sah bei Meran im October nur Prothallien und im Mai ist die Pflanze abgestorben. An kräftigeren Herbariumexemplaren trugen schon die alleruntersten Blättchen, die ungetheilt, rundlich sind, einzelne Sporenhäufchen; die ganze Pflanze geht also hier in der Sporenbildung auf. Es erinnert dies Verhältniss an das bei *Muscineen* vorkommende Verhältniss zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generation. Ist es doch gerade der Umstand, dass bei den *Muscineen* die geschlechtliche Generation das eigentlich Vegetirende, die ungeschlechtliche dagegen ein vorübergehendes, nur zur Sporenbildung bestimmtes Glied ist, was die Kluft zwischen *Muscineen* und Gefässkryptogamen als eine so tiefe erscheinen lässt. Auf der Seite der *Muscineen* zeigt *Anthoceros* allein eine Annäherung an die bei den Gefässkryptogamen stattfindenden Verhältnisse. Das Sporogonium von *Anthoceros* nämlich wächst in seiner basalen Partie fort, und bildet hier neue Sporen, während die des apicalen Theils längst gereift sind. Bei den übrigen *Muscineen* dagegen wird das Sporogon ein für alle Mal fertig gebildet und entwickelt seine Sporen gleichzeitig. Hat so bei *Anthoceros* die unge-

schlechtliche Generation eine Eigenthümlichkeit, die an das lange andauernde Wachsthum derselben Generation bei den Gefässkryptogamen erinnert, so hat andererseits *Gymnogramme leptophylla* eine ungeschlechtliche Generation, die fast ausschliesslich der Production von Sporen dient. Dagegen ist hier, wie bei *Anthoceros*, die geschlechtliche Generation das eigentlich Vegetirende, die geschlechtliche Generation ist es, die perennirt. Ausserdem aber zeigt die letztere auch eine höhere morphologische Differenzirung, als sonst von Farnprothallien bekannt ist, eine Differenzirung, die in den oben von *Osmunda regalis* beschriebenen Verhältnissen ihr Analogon findet. Will man auch keinen Werth darauf legen, dass *Gymnogramme* flächenbürtige Adventivsprossen besitzt wie *Anthoceros punctatus* (vergl. Hofmeister, Unters. p. 2), betrachtet man ferner das Auftreten einer besonderen, archegonientragenden Sprossung bei *Gymnogramme* als reine Anpassungserscheinung, so ist doch nicht zu verkennen, dass die bei *Gymnogramme* und *Osmunda* auftretende Verzweigung des Prothalliums ein Merkmal höherer morphologischer Differenzirung ist. Durch diese schliessen sich die Prothallien, wie schon in ihrem Habitus an die sogenannten Lebermoose, speciell *Anthoceros* und *Pellia* an.

Ist auch die Art und Weise der Verzweigung eine andere, als bei den genannten Lebermoosen, so findet in derselben doch eine bedeutende Annäherung an dieselben statt. In der That gleichen die dichotom verzweigten *Osmunda*prothallien ganz einem Thallus von *Pellia epiphylla*.

Allerdings ist das Prothallium gewöhnlich nur der Träger der Geschlechtsorgane. Fasst man aber ins Auge, wie in der Reihe der Archegoniaten die geschlechtliche Generation, die bei den *Muscineen* noch relativ hoch differenzirt ist, immer mehr zurücktritt, je höher die ungeschlechtliche Generation ausgebildet ist — ein Verhältniss, das man sich nur durch eine Rückbildung der geschlechtlichen Generation erklären kann —, so wird es kaum zweifelhaft sein, dass man auch die Farnprothallien in ihrer jetzigen Form als theilweise rückgebildete Nachkömmlinge einer lebermoosähnlichen Stammform wird aufzufassen haben. In den oben beschriebenen Fällen aber sehen wir, dass es Farnprothallien gibt, die in der That noch eine lebermoosähnliche Differenzirung zeigen.

Am Schlusse dieser, im botanischen Labotorium der Universität Strassburg unter Leitung des Herrn Prof. Dr. de Bary ausgeführten Arbeit sei es mir gestattet, diesem, meinem hochverehrten Lehrer für seinen Rath und Beistand meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des Zeichenprismas entworfen. Fig. 1—24 beziehen sich auf *Gymnogramme leptophylla Desv.*, Fig. 25—27 auf *Osmunda regalis*.

Fig. 1. Spore von oben.

Fig. 2. Spore von unten.

Fig. 3. Gekrümmter Keimschlauch, noch ungetheilt.

Fig. 4. Spitze eines jungen Prothalliums, der Pfeil bezeichnet die Wachsthumsrichtung.

Fig. 5. Ende eines älteren Prothalliums.

Fig. 6. Ein ähnliches Stadium mit gekrümmter Spitze, die ursprünglichen Endzellen sind durch *a* und *b* bezeichnet.

Fig. 7. Ende eines jungen Prothalliums.

Fig. 8. Ende eines Prothalliums von spatelförmiger Gestalt.

Fig. 9. Oberer Theil eines jungen Prothalliums, das rechts eben eine Verzweigung anlegt.

Fig. 10. Umriss eines schraubelig verzweigten Prothalliums; die auf einander folgenden Auszweigungen sind hier und in Fig. 11 und 12, die ebenfalls verzweigte Prothallien darstellen, mit römischen Ziffern bezeichnet.

Fig. 13. Prothallium, das aus einem Knöllchen entstand, dessen Umrisse bei *K* noch kenntlich sind. Die Partie dieses Knöllchens, welcher die Prothalliumlappen aufsitzen, hat eine bedeutende Verlängerung erfahren, und ist zu einem rundlichen Stiele geworden, der mit *L* bezeichnet ist. Zwischen den zwei Prothalliumlappen bildet sich ein Fruchtspross *F*, in dessen Umgebung zahlreiche Antheridien sitzen.

Fig. 14. Verzweigtes Prothallium, das einen Fruchtspross *F* anlegt.

Fig. 15. Optischer Durchschnitt durch ein Archegonium mit jungem Embryo.

Fig. 16. Fruchtspross mit Embryo im Längsdurchschnitt, der Wurzeltheil des Embryo ist der Ansatzstelle des Fruchtsprosses an das alte Prothallium zugekehrt, bei *H* Halstheil des Archegoniums, *E* der Embryo, bei *P* fehlgeschlagene Anlage eines Prothalliumlappens.

Fig. 17. Stück eines Durchschnitts durch den Theil der Oberfläche eines Fruchtsprosses, wo eben ein Prothalliumlappen angelegt wird. *A* künftige Randzelle desselben.

Fig. 18. Theil eines Querschnittes durch einen Fruchtspross mit zwei jungen Prothalliumlappen *A*, A_1.

Fig. 19. Fruchtspross mit zwei Prothalliumlappen schwach vergrössert. Bei *t* fehlgeschlagene Archegonien. Einer der Prothalliumlappen ist bedeutend grösser als der andere.

Fig. 20. Stück einer Zellreihe, in welcher eine Gliederzelle eine adventive Sprossung angelegt hat.

Fig. 21. Stück der Fläche eines alten Prothalliums von oben, mit der dreizelligen Anlage eines Adventivknöllchens.

Fig. 22 und 23 ältere Zustände des letzteren.

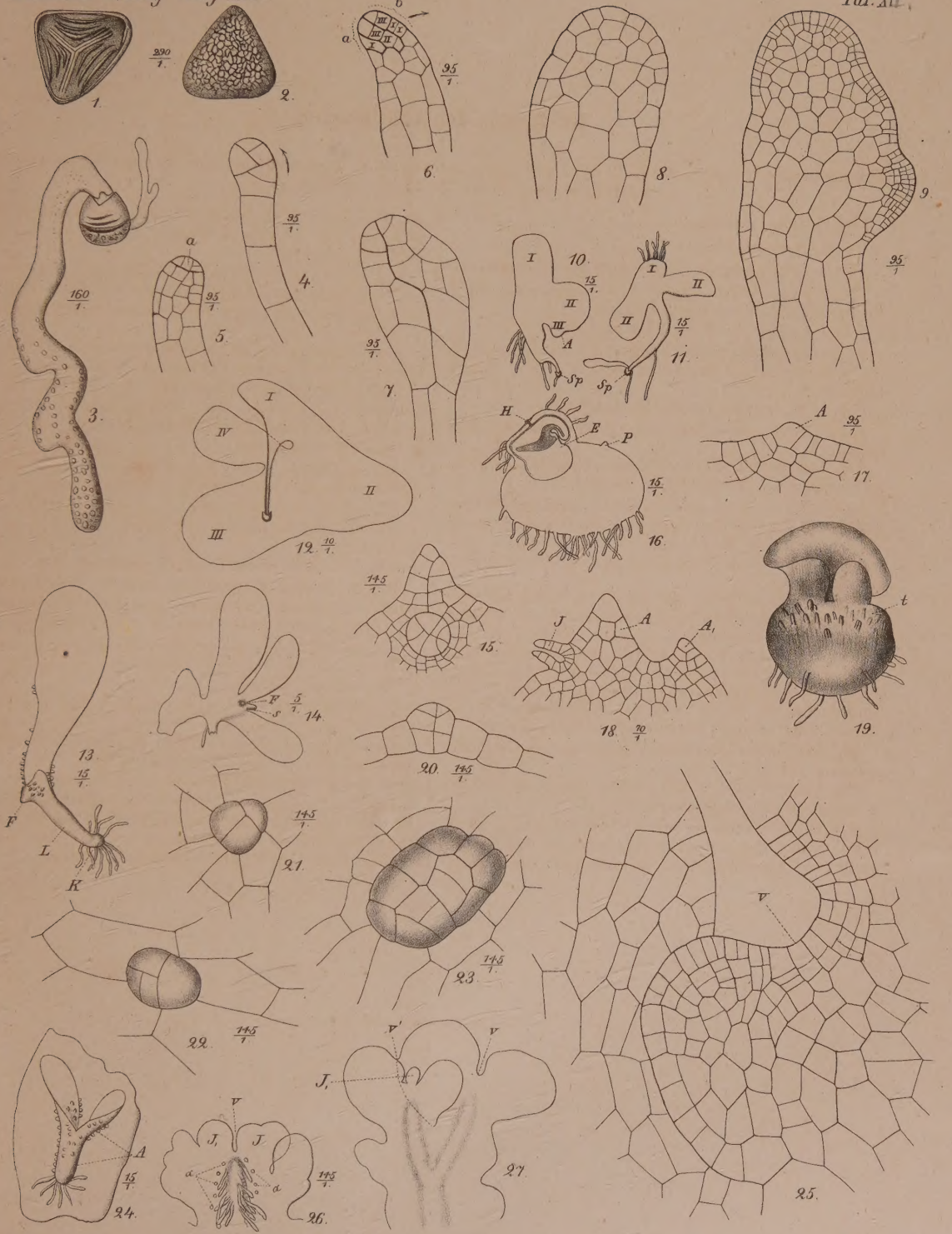
Fig. 24. Junges Prothallium auf der Fläche eines alten Prothalliums aufsitzend. Das junge Prothallium ist hervorgegangen aus einem Adventivknöllchen.

Fig. 25. Mittelregion eines Prothalliums von *Osmunda regalis*, wo ein Innovationsspross angelegt wird. *v* Vegetationspunkt.

Fig. 26. Oberer Theil eines Prothalliums derselben Pflanze von der Unterseite. *a* Archegonien; die zwei ursprünglichen Lappen des Prothalliums sind zur Seite gedrängt durch die Innovationssprosse *I* und I^1, zwischen denen der Vegetationspunkt *v* liegt.

Fig. 27. Dichotom verzweigtes *Osmunda*prothallium. Das eine der beiden Zweigprothallien hat bereits einen Innovationsspross *I* gebildet. *V* und V^1 die Vegetationspunkte der Prothalliumsauszweigungen.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
K. Goebel ad nat. del.
C. F. Schmidt lith.